

## Az ökológiai szemlélet és talajtani jelentősége

Az ökológiának mint tudománynak a feladata azoknak a törvényszerűségeknek megismerése, melyek az élő szervezetek és az élettelen környezet sokoldalú kölcsönhatásainak eredményeként egy biológiai rendszer struktúráját kialakítják, anyag- és energiaforgalmát szabályozzák és limitálják. A természet anyag- és energiaáramlási viszonyait az ember ma már bizonyos pontokon kisebb vagy nagyobb mértékben befolyásolni képes, legalábbis lokálisan. Kérdéses, hogy az evolúció során az ember megjelenése és az emberi társadalom fejlődése számára kialakult kedvező természeti körülmények milyen mértékben módosíthatók anélkül, hogy az, mégha közvetlenül előnyöket is jelent, közvetve ne zavarja meg azokat a szabályozó mechanizmusokat, melyek az anyag- és energiaforgalmat biztosítják.

Az ökológia viszonylag új tudományág, különböző növény- és állatfajok populációból szerveződött közösségek élettelen környezetükben kifejtett tevékenységét vizsgálja. A Tansley-féle ökoszisztéma koncepciót felhasználva, LINDEMAN 1942-ben a „The trophic-dynamic aspects of ecology” című cikket írta meg [19]. Ezekkel a munkákkal megalapozódott az ökológiának, mint önálló tudománynak a léte.

Az ökológiában mint funkcionális egység, mértékegységként vehető figyelembe az ökoszisztéma. Ez magában foglalja az organizmusokat és az élettelen környezetet. Ökoszisztémaként kezelhető pl. egy tó, egy erdő, egy cserép növény, egy cserép föld, egy akvárium, egy lehullott levél vagy az egész bioszféra. Az ökoszisztéma kiterjedését a vizsgálat célja szabja meg és strukturális elemeinek elkülönítése is a vizsgálat célja szerint változó (trofikus struktúra, faj struktúra, biokémiai struktúra stb.). A lényeges az, hogy a vizsgálat ideje alatt és a vizsgálat célja szempontjából a rendszer funkcionális egységet képezzen.

Az ökoszisztéma fogalmát TANSLEY [30] az 1930-as években alkotta meg. A kibernetika, illetve a rendszer-analízis 1948, WIENER „Kibernetika” c. könyvének megjelenése óta (cit. TARJÁN [31]) fejt ki kedvező hatását a legkülönbözőbb tudományágakban.

A kibernetika olyan új komplex tudományos irányzat, amely bonyolult, magasan szervezett rendszerek felépítését és viselkedését tanulmányozza a természettudományok szigorú módszereivel, elsősorban elméleti, de ahol lehet, kísérleti módszerekkel is. A kibernetika egyaránt alkalmazható a műszaki rendszerekkel és az élő szervezetekkel vagy társadalmi organizációs kérdésekkel foglalkozó területeken. A rendszereknek, függetlenül attól, hogy milyen elemekből épülnek fel, vannak közös sajátosságaik. Ezek közül a legfontosabb a negatív visszacsatolás. A negatív visszacsatolás azt jelenti, hogy a rendszerekben fellépő valamilyen „hiba” (a rendszer kialakult viszonyaitól eltérő jelenség) esetében a rendszer egyik eleme ezt a hibát érzékeli és az eltérés irányával ellentétes és nagyságának megfelelő működést indít meg, amivel a hibát csökkenti. Ilyen például egy ökológiai rendszerben a nitrogénkötők működése. Ismeretes, hogy ezek a szervezetek csak akkor kötnék nitrogént, ha környezetükben nincs vagy kevés az általuk hasznosítható nitrogénvegyület. Ilyen esetben anyagcseréjük az  $N_2$ -kötést teszi lehetővé, tehát a rendszerben levő hibát (az egész rendszer működését befolyásoló talajbeli N-mennyiség csökkenését) korrigálják. A visszahatás tekintetében nagyon fontos megjegyezni, hogy az önműködő és teljesen független az emberi akarattól. A rendszerek közös tulajdonságai mellett a biológiai és műszaki rendszerek között lényeges különbségek vannak (TARJÁN, [31]). A biológiai rendszerekben a bonyolultság foka több nagyságrenddel nagyobb, mint bármi, amit műszaki vonatkozásban ma meg tudnak valósítani. Másrészt egy műszaki rendszernél a legfőbb gond egy olyan rendszer tervezése, ami még korábban nem létezett, tehát technikailag adott szerkezeti elemek optimális organizációjáról, szintézisééről van szó. Egy biológiai rendszer adott, megismerésénél a rendszer analízise a lényeg. Az élő szervezet, amely funkcionális szempontból tekintve a legbonyolultabb és a legmagasabban szervezett rendszer, vizsgálatánál az elvi nehézséget éppen az jelenti,

hogy a bonyolultság, illetve a szervezethez fogalmait és ezek mértékét még eddig nem sikerült kellő pontossággal meghatározni. Az ökológiai rendszer nem azonos az élő szervezettel. Durva becslések alapján is nyilvánvaló, hogy szabályozott eseményeinek száma kisebb, mint egy élő szervezeté. Ez azonban nem zárja ki a lehetőségét annak, hogy rendszerként legyen kezelhető, illetve, hogy analízise valamilyen konkrét dolognak a megismerése érdekében a rendszerekre érvényes elvek figyelembevételével is megtörténjen. COLINVAUX [7] az ökológia megismeréséhez és megértéséhez nagyon sokat nyújtó könyvében bírálja azt a szemléletet, amely az ökoszisztémának mint rendszernek tökéletesedését a szukcesszionális önfejlődésben látja és egyben önszabályozási folyamatait túlzottan kihangsúlyozza, és az információ elmélet fogalmaival kísérli meg az élők egymással és környezetükkel létrejövő kölcsönhatásait leírni. Az ilyen törekvések szerinte az ökoszisztémát, mint „szuperorganizmust” írják le. Véleménye szerint az ökoszisztéma nem más, mint dinamikus részeinek dinamikus összegeződése.

A biológiai rendszerek előbbiekben már említett jellegzetességei miatt nyilvánvaló, hogy más a célja és más az útja a műszaki és a biológiai rendszerek vizsgálatának. Ezt bizonyítják azok a viták is, melyek az ökoszisztémák stabilitásával, valamint a diverzitás és a stabilitás összefüggéseivel kapcsolatosan az 1974. évi hágai ökológiai kongresszuson zajlottak le.

Az alábbiakban az ökológiai rendszerek kialakulásával, fenntartásával és változásával kapcsolatosan kísérlem meg néhány fontos szabályozó folyamat ismertetését.

## I. Az élővilág szerveződésének néhány kérdése

### 1. A fajok populáció-nagyságának szabályozása és a Gause-féle kizárási elv

Egy természetes ökoszisztémában a legfőbb szabályozás az, amit DARWIN fogalmazott meg a „Fajok eredete” c. könyvében: a létért folytatott küzdelem. „Az élők életük folyamán és különösen bizonyos életszakaszokban szükségszerűen kell, hogy destruktív szenvedjenek, másképpen a növekedés geometriai elve alapján számuk annyira megnőne, hogy táplálék-igényeik kielégítése lehetetlenné válna. Mivel több élőlény születik, mint amennyinek fennmaradása valószínű, minden esetben küzdeni kell a fennmaradásért. Ez a küzdelem egy faj vagy különböző fajok egyedei

között vagy a külső környezettel alakul ki.”

A fajon belül és a fajok között a tápanyagért folyik a versengés, az evolúció során a harc formái sokrétűvé váltak, és a fajtól függően nagyon változatosak.

Egy fajhoz tartozó, adott területen élő egyedek összességének (populációknak) növekedési dinamikáját kistestű és jól tenyészthető állatokra vonatkozóan vizsgálták laboratóriumi kísérletekben (CHAPMAN [5], GAUSE [14]). Ha pl. valamely gyümölcslégy-fajhoz tartozó és mindkét nemet képviselő egyedeket megfelelő környezeti életfeltételek között folyamatosan tenyésztene, a populáció szaporodásának dinamikája egy S alakú görbével válik leírhatóvá, és az S betű felső szakaszát az jellemzi, hogy a kifejlődött egyedek száma nem nő tovább. Későbbi évek során ezeket a vizsgálatokat jobb és árnyaltabb kísérleti technikával és más fajok bevonásával gondosan ellenőrizték. PEARL és PARKER [24], BOYCE [4], RICH [25] és BODENHEIMER [3] megállapították, hogy a populáció nagyságának alakulása valóban a populációs sűrűségtől függ, és ezt a dinamikát az exkréciós termékek, gátló anyagok és néhány faj esetében az állatok hormonálisan befolyásolt szociális magatartása határozza meg. A természetes körülmények közötti megfigyelések sokféle és bámolatba ejtő, az egyes fajokra jellemző populáció-nagyságot meghatározó szabályozási módot írtak le. Ha tehát egy faj egyedei versengenek a fennmaradásért, akkor az a jelenség figyelhető meg, hogy az utódokat biztosító szaporító képletek jelentős feleslegben képződnek, és ezek fejlődését vagy pusztulását az örökletes és népeség-szabályozó tulajdonságok, valamint az egyéb biotikus és abiotikus szelekciós tényezők határozzák meg, melynek eredménye egy faj fennmaradása vagy kihalása. Egy populáció fennmaradását meghatározó külső biotikus tényező más fajok egyedeinek jelenléte.

A populáció alakulásának dinamikáját GAUSE [14] egymáshoz hasonló, de különböző fajokhoz tartozó *Paramecium* fajokkal is megvizsgálta. Egyik kísérletében a viszonylag nagy és lassan növekvő *Paramecium caudatum* és a *P. aurelia* kicsi és gyorsan növekvő fajok együttes növekedését vizsgálta. A megfelelő táplálékot és környezeti körülményeket biztosító edényeket a két faj néhány egyedével oltotta be. Az első időkben mindkét faj egyedei szaporodtak, a populáció nőni kezdett, egészen addig, míg a napi táplálék már kevésnek bizonyult és a harc megkezdődött. A *P. caudatum* népesége nem nőtt tovább és később az egyedek száma csökkenni kezdett. Ezzel egyidejűleg

a *P. aurelia* populációja tovább nőtt és elfoglalta a *P. caudatum* helyét is. A kísérlet végén a *P. caudatum* egyedei nem vagy csak nagyon kis számban voltak az edényben megfigyelhetők. Más fajokkal és egyéb kísérleti körülmények változtatásával végrehajtott vizsgálatok is egyértelműen igazolták azokat a logisztikus matematikai egyenleteket, melyeket VOLTERRA és LOTKA egymástól függetlenül dolgoztak ki, azonos környezeti igényű fajok versengésére vonatkozóan.

Az élő- és különösen az állatvilág tagjainak táplálkozási tulajdonságai nagymértékben jellemzik környezetükhöz való alkalmazkodási képességüket és egyben jelzik az élőlény fiziológiai és mechanikai képességét és az állat viselkedését. ELTON [12], a produktív biológia egyik megalkotója, ezeket a tulajdonságokat mint az élőlény „szakmáját” fogja fel és röviden „niche”-nek nevezi, vagyis a „niche” az állat helye a biotikus környezetben és egyben a táplálékhoz és az ellenséghez való viszonya is.

A niche koncepció jól alkalmazható a GAUSE által felfedezett jelenség leírásához. Ezek alapján azt lehet mondani, hogy a *P. aurelia* niche igényeit a kísérleti feltételek jobban kielégítették, mint a *P. caudatum*-ét és így a *P. aurelia* erősebbnek bizonyult. Egy másik kísérletben, ahol *P. aurelia*-t és *P. bursera*-t tenyésztettek együtt, a kísérleti idő végén mindkét faj majdnem azonos egyedszámmal megfigyelhető volt. Ez a két faj azért tudott egymás mellett megmaradni, mert az egyik csak az edény alján élt, a másik életfeltételeit a felsőbb régiókban találta meg. Ilyen egyszerű körülmények között is a két faj két niche-t tudott kitölteni, a versengés elmaradt. Az ökoszisztémák kutatása szempontjából fontos GAUSE-féle kompetitív kizárási elv azt jelenti, hogy két vagy több faj nem foglalhatja el ugyanazt a niche-t, a létért folyó versengésben azok győznek, melyek valamilyen tulajdonságuk révén más niche-t foglalnak el, mint az adott körülmények között erősebbnek bizonyuló partnerük. Az egyes fajok keletkezését azok a mutációk biztosítják, amelyek ilyen tulajdonságok megjelenéséhez vezetnek, és amelyek a legkülönbözőbb limitáló tényezők ellenére is fennmaradnak.

Az élő szervezetek létért folytatott küzdelem az ökoszisztémák fajokban való gazdagságát eredményezte.

Egy természetes ökoszisztéma (erdő, tó stb.) esetében elég általános jelenség, hogy néhány faj nagy egyedszámmal, vagyis populációval és sok faj kis egyedszámmal van jelen. Az előbbieket a rendszer domináns fajai, melyek a rendszerben végbemenő

mozgásokért elsősorban felelősek, azonban a kisebb populációknak is nagy jelentősége van, különösen, ha a körülmények változása következtében a domináns fajok már nem képesek szerepüket betölteni.

Az ökoszisztéma diverzitásának jellemzésére az össz-fajszám és az egyedek számának négyzetgyökeiből adódó arány értéket szokták megadni. Ez a szám általában extrém viszonyok között alacsony, és kedvező körülmények között magas.

A különböző élő szervezetek társulási viszonyaival a cönológia foglalkozik. Ez a strukturális elemek minőségének vizsgálatát jelenti és lehetőséget ad funkciójuk megértéséhez. Az ökoszisztéma vizsgálatánál nem lehet megelégedni a fajstruktúra megismerésével, hanem energia- és anyagáramlási összefüggéseket is figyelembe kell venni.

## 2. Energia-áramlás és az ökoszisztémák trofikus struktúrája

Ha a bioszféra adott területén adaptálódott organizmusok élnek, akkor ezeknek az organizmusoknak a számát és anyagsere-aktivitását a rendszeren átáramló energia mennyisége és az anyagok cirkulációjának sebessége szabja meg, vagy nyíltabb rendszerek esetében az, hogy a szomszédos rendszerekből az anyag- és energia-áramlás milyen mértékű. Mindenféle ökoszisztémára az energia egyutas rendszerben történő átalakítása és áramlása jellemző. A fototróf szervezetek a fényenergiát kémiai energiává alakítják át, amelynek egy része az élő szervezetek légzési folyamatai során hőenergia formájában hagyja el a rendszert. Néhány kemoautotróf baktériumtól eltekintve, a bioszféra energetikai áramlását a klorofillal rendelkező növények anyagsere-tevékenysége szabja meg, a nem teljes trofikus struktúrával rendelkező rész-rendszerekbe importált szerves anyag energiataralma is a fotoszintézisből származik.

Az élelem abszolút limitjét a föld heterotróf szervezetei számára — beleértve az embert is — az átlagos hatásfok szabja meg, amellyel a növények a napenergiát kémiai energiává alakítják át. A hatásfok %-a egyenlő a területegységre időegységben beeső fényenergia, osztva a növény szénvegyületeinek energiamennyiségével, terület és időegységben, szorozva 100-al. Ennek az értéknek felső határa 20%, laboratóriumban optimális körülmények között tartott növények esetében. Természetes vegetációk és a mezőgazdasági termesztett növények esetében a fotoszintézis hatásfoka 0,05–3,5% között mozog [22], mert a növények anyagsere-tevékeny-

ségét helytől függően több tényező limitálja ( $\text{CO}_2$ -mennyiség, ásványi tápanyagok, hőmérséklet, vegetációs idő, víz stb.).

A fajok populációival benépesült területek energia-megkötésének és áramlásának vizsgálata megkönnyíti számos ökológiai kérdés megválaszolását. Ilyen pl., hogy mennyi a különböző területeken kialakult ökoszisztémák élő szervezeteiben lévő energiatartalom, melyek az energia megkötését befolyásoló főbb tényezők, van-e különbség a természetes ökoszisztémák és agrár-ökoszisztémák energiatartalma között stb.

LINDEMAN [19] és HUTCHINSON [15] szerint az ökoszisztéma koncepció lehetőséget ad arra, hogy az élő szervezetek a rendszer energiagazdálkodása szempontjából legyenek csoportosíthatók. Trofikus szempontból egy rendszer strukturális elemei a következők: 1. élettelen anyagok, 2. autotróf vagy termelő szervezetek (producensek), 3. heterotróf szervezetek vagy fogyasztók (konzumensek). Ez utóbbiak további két egységre oszthatók: a makrofogyasztók és mikro-fogyasztók vagy lebontók csoportjára.

Az élő autotróf és heterotróf szervezetek együttesen jelentik a rendszerben lévő biomassa mennyiségét, amelyet terület-egységre vonatkozóan súlyban, kalóriában, szénmennyiségben stb. lehet kifejezni és egyetlenként értékelhet trofikus szintek szerint is meg szokták adni.

Az elsődleges trofikus szintet képviselő növények által megkötött energia az elsődleges produkció és ebből a növények légzése után megmaradt mennyiség az elsődleges nettó-produkció. Ez képviseli azt a táplálék-mennyiséget, ami adott helyen a heterotróf szervezetek számára rendelkezésre áll. A különböző helyeken kialakult természetes ökoszisztémák netto-produkciójának átlagértékei száraz anyag  $\text{g/m}^2/\text{év}$ -ben kifejezve WHITTAKER és FEENEY [34] adatai szerint a következők: édesvízi tavak, folyók 100–1500; mocsarak és marshok 800–4000; tropikus erdők 1000–5000; mérsékelt égövi erdők 600–2500; szavannák 200–2000; mérsékelt övi füves terület 150–1500; sivatag 10–250; mezőgazdasági termelés 100–1000; nyílt óceán 2–400.

Az adatokból látható, hogy bár a fotoszintézis határfoka a növényfajtól többé-kevésbé független, az elsődleges produkciót a területeknek változó, limitáló fizikai körülmények jelentősen módosítják.

A második trofikus szinthez az elsődleges fogyasztók, vagyis a növényekkel táplálkozó szervezetek, és a harmadik trofikus szinthez az elsődleges fogyasztókkal táplálkozó másodlagos fogyasztók, pl. a húsevők tartoznak. A negyedik szinthez

tartozó harmadlagos fogyasztók jelenlétét már ritkán lehet megfigyelni, mert a tápanyag trofikus szinteken keresztül történő átáramlásakor az organizmusok légzése miatt energiában állandóan szegényebb lesz. ODUM [21] adatai alapján tájékozódásul elmondható, hogy ha 1500 kalória fényenergiát kötnek meg a növények naponta  $\text{m}^2$ -ként (ez a nagyságrend mérsékelt égövi erdők esetében érvényes) az elsődleges nettó produkció 15 kalória, az elsődleges fogyasztók energiatartalma 1,5, és a harmadlagos fogyasztók már csak 0,15 kalóriát tartalmaznak. Ez a tendencia is csak azokban az esetekben érvényes, ha adaptálódott organizmusok alkotják a trofikus struktúrát, tehát a rendszernek múltja van. Ellenkező esetben a veszteségek nagyobbak. A trofikus szintek a rendszer élelmihálózatát is alkotják. Ebben a hálózatban a növényi és állati maradványokat elbontó szervezeteket, bár elvileg az elsődleges és másodlagos fogyasztók trofikus szintjébe sorolhatók, célszerű külön leágazásként kezelni. A nagyobb testű elsődleges és másodlagos fogyasztók, valamint a növényi és állati maradványokat fogyasztó lebontó szervezetek tevékenysége között jelentős időbeli különbségek lehetnek, ezenkívül a lebontólánc tagjai kivétel nélkül nagy fajlagos anyagcsere-sebességű mikroszervezetek vagy kis testű rovarok.

### 3. A biomák és az ökoszisztémák szukcesz-szionális fejlődésének kérdése

A föld nagy éghajlati zónáinak megfelelően elkülöníthető szárazföldi területeknek, az egyes biomáknak növény- és állatvilága, valamint talajformációi is sok hasonló tulajdonsággal rendelkeznek. SOLATER [26], DOKUCSAJEV [9] és újabban WHITTAKER [32] munkáiból nyilvánvaló, hogy a növények mennyisége, sőt az egyes fajok elterjedése szempontjából is elsősorban a klíma-viszonyok, a hőmérséklet, a víz, a vegetációs időtartam azok a tényezők, melyek egy bioma növényei számára létük határait megszabják. Az ökológia egyik fontos elméleti kérdése, hogy ezek között a határokat között milyen szerepet visznek a fajok populáció-nagyságát és a különböző fajok elterjedését befolyásoló biológiai jellegű szabályozó tényezők, tehát az, hogy adaptálódott társulások jelenléte egy földrajzi helyen milyen mértékben módosítja a fizikai környezetet az élet fennmaradása szempontjából.

A növény-földrajzi iskolák közül a CLEMENTS-féle [6] irányzat a növény-társulások biomákon belüli változását olyan komplex folyamatnak tekinti, amely fő

vonásaiban a növény fejlődési folyamataival szoros hasonlóságot mutat; a növénytársulásban részvevő fajok összetétele szabályos és előrelátható sorrendben követi egymást és ennek a szukcessziós folyamatnak a végpontja a klímáx állapot. Minden új társulásnak a megelőző biztosítja a feltételeit és a klímáx egy hosszú önfejlődési folyamat eredménye. Ezt a szukcessziós elméletet nem igazolták a további kutatások, többek között azért, mert hosszú, évezredre visszamenő, vegetációs megfigyelések nem állnak rendelkezésre.

A növénytársulások viszonylag gyors egymás utáni váltakozása azonban bárki által megfigyelhető művelésből kihagyott szántóföldi területen. Az új, természetes körülményeknek adekvát társulás néhány év alatt kialakul és ezután további változások már csak nagyon lassan mennek végbe. Bizonyos, hogy ez az állandósult vegetáció már nemcsak a klimatikus viszonyokkal meghatározható fizikai környezethez alkalmazkodik, hanem a már régen, esetleg a geológiai koroktól kezdve, biológiaiailag módosított környezethez; ez irodalmi idézet nélkül is bizonyítható, pl. a levegő  $O_2$ -tartalmával vagy a talajok körével.

Egy természetes ökológiai rendszer progressziója nem azonos egy élő szervezet fejlődésével, mégis egy adott környezetben adaptálódott organizmusok összessége az adott környezettel együttesen teremti meg élő szervezeteinek evolúciós fejlődési lehetőségét.

A rendszer fejlődési szakaszai nem követik egymást szabályosan és előreláthatóan, hanem ezt a klimatikus tényezők változásai határozzák meg; azonban a klíma nem okozója az evolúciónak és élő szervezetek környezetükre gyakorolt módosító hatásának.

#### 4. Diverzitás és produkció-összefüggés

A trópusi erdők biomasszájának kiemelkedően nagy monnyisége jól magyarázható nagy asszimilációs felületükkel és azzal, hogy a vegetációs idő nincs megszakítva. A trópusi erdőket hatalmas elsődleges produkciójukon kívül nagy faj-diverzitásuk is jellemzi. Az egyenlítői távolodva biomák és ezen belül a természetes ökoszisztémák produkciója és faj-diverzitása csökken. CONNELL és ORIAS [8], KLOPPER és MACARTHUR [17] a diverzitással kapcsolatos munkái rámutatnak arra, hogy a kedvező fiziológiai körülmények minden trófikus szintben a nichek számának növekedését vonják maguk után. Ez a trópusi esőerdőkben a növények tökéletes térkihasználásához vezet, és így az asszimilá-

ciós felület és az egész rendszer energia-tartalma magas. A nagy biomassza-produkció azonban kis diverzitású rendszerben is lehetséges. COLINVAUX [7] vizsgálatai szerint folyók torkolatvidékein az importból származó tápanyagok kevés faj nagy populációjának működését teszik lehetővé.

#### 5. Diverzitás és stabilitás hipotézis

ODUM [21] és ELTON [13] vizsgálataik és megfigyeléseik alapján azt a hipotézist állították fel, hogy a diverzitás és a rendszer zavaró tényezőkkel szembeni stabilitása egymással összefüggő jelenség. Ez a hipotézis éles vitákat váltott ki az 1974. évi hágai ökológiai kongresszuson. A fő nehézséget az okozza, hogy egy ökológiai rendszer stabilitásának ismérveit még nem sikerült egyértelműen megfogalmazni. ORIANS [23] előadásában elmondta, hogy a stabilitásnak legalább hatféle értelmezésével lehet találkozni az ökológiai irodalomban. A további probléma az, hogy nincs meghatározva, hogy a rendszer milyen jellegű funkcióinak stabilitásáról van szó, a különböző populációk nagyságának, vagy szélesebb értelemben a természetes ökoszisztéma anyag- és energiaforgalmat szabályozó minden egyes tényező beleértendő-e a stabilitás fogalmába. A SLOBODKIN- és SANDERS-féle [27] stabilitási hipotézis a populációs dinamika oldaláról közelíti meg a kérdést. Kis diverzitású helyeken a népesség-sűrűség ingadozásai és egyes fajok populációinak inváziója gyakoribb, mint nagy diverzitású helyeken, mert az utóbbiban a környezeti viszonyok kiegyensúlyozottabbak.

WHITTAKER [33] az ökológiai kongresszuson elhangzott előadásában kihangsúlyozta, hogy kevés az ismeretanyag a növénytársulások tagjainak populáció-nagyságát befolyásoló tényezőkkel kapcsolatban. A különböző növényi életközösségekben az egyes populációk funkciói jelentősen eltérnek egymástól, de a faj-diverzitás kevésbé befolyásolja a populáció-nagyságot, mint egyéb, populáción belüli tényezők.

Az ökoszisztémák stabilitását egy másik irányzat a rendszer-analízis oldaláról közelíti meg. MARGALEF [20] a különböző rendszerek szerveződésének mértékét információ-tartalmukkal jellemzi. A különböző nichek elfoglaló fajok biomassza mennyiségei jelentik azokat az információkat, melyek a rendszer struktúráját képezik és az információ az áramlás-visszacsatolás elve alapján a rendszerek önszabályozási mechanizmusait alakítják ki. A rendszer stabilitását a szabályozók működése biztosítja.



## II. A lebontólánc tevékenységének jelentősége az ökológiai rendszerben

### 1. A humuszképződés kérdései

Egy ökológiai rendszer megismerése szempontjából elsődleges fontosságú annak az aránynak megismerése, amely a teljes produkció és az összes élő szervezet légzésének hányadosát jelenti. Egy bizonyos biológiai egyensúly esetében a produkció és a respiráció hányadosa az 1-es érték körül helyezkedik el. Ez az érték olyan ökoszisztémákat is jellemezhet, ahol az elsődleges produkciótól importból származó táplálék is jelen van. A körülményektől függően a produkció (P)/respiráció (R) arány megállapításához eltérő időtartamok figyelembevétele szükséges.

Míg egy beállt trópusi erdő esetében a P/R arány naponta állandó, addig mérsékelt égövi erdőkben csak a teljes vegetációs idő figyelembevételével számítható ez az érték. Ha a biomassa mennyisége (vagyis a P/R arány) megfelelő időegység alatt változik, akkor a rendszer egyensúlyi viszonyai is változnak. Egy rendszeren belüli energia felhalmozódásának különböző jelentősége lehet az egész ökoszisztéma működése szempontjából. Ha ez a felhalmozódás az élő, tehát a biomassa mennyiségének növekedése, akkor ez a rendszeren belül kialakult viszonyokhoz egyre jobban adaptálódott és egymás létét és tevékenységét feltételező szervezetek működésében nyilvánul meg, ami a rendszer abszolút energiatartalmát anyag-körforgalmának homeosztázisát és regulációs folyamatainak számát növeli.

A szárazföldi természetes ökoszisztémák energiatartalmára az a jellemző, hogy az elsődleges produkció energiatartalmának viszonylag kis része áramlik csak az elsődleges, másodlagos és esetleg harmadlagos nagyobb testű fogyasztókra keresztül, döntő többsége közvetlenül a lebontólánc tevékenysége során távozik el a rendszerből.

Ha a lebontólánc tevékenységét valamilyen tényező korlátozza, akkor a szerves anyagok mineralizációja csak részlegesen valósul meg és az energia nem élő anyag formájában halmozódik fel. Ilyen folyamatok eredménye a kőszén, kőolaj, barnaszén és tőzge képződése, valamint a talajok humuszanyagainak kialakulása. A szén és olaj energiatartalmának társadalmi jelentősége ismert. Kérdéses azonban, hogy a természetes természetes autonóm ökoszisztémák evolúciója során a humuszképződésnek milyen ökológiai jelentősége volt és van jelenleg. Becslések szerint (ALEXAN-

DER [1], KOVDA [18], BAZILEVICH [2]) a föld humuszanyagában az élő fitomasszával azonos mennyiségű, vagy annál valamivel több energia van felhalmozva, ezért feltételezhető, hogy az egész bioszférát figyelembevéve, a produkció nagyobb, mint a lebontás.

Az élettelen szerves anyagok felhalmozódási folyamatainak dinamikáját szabályozó tényezők, a lebontóláncot alkotó mikrobiális életközösségek működésének részletesebb tanulmányozásával ismerhetők meg. Mai ismereteink szerint a humuszanyagok energiatartalmát a lebontó lánc mikroorganizmusain kívül más szervezetek nem tudják hasznosítani. Ezért az egész rendszer működése szempontjából nem az energiatartalom, hanem elsősorban a humusznak, mint az anyagok körforgalmát szabályozó tényezőnek a szerepe látszik jelentősnek.

### 2. A biogén elemek körforgalma

A biomasszát alkotó elemek körforgalmában keringenek az élővilág és az élettelen környezetet keresztül. A természetes ökoszisztémák evolúciója a föld különböző helyein egymástól eltérő külső fizikai tényezők hatására megy végbe. Az élők fejlődésükkel párhuzamosan környezetüket megváltoztatják és ennek következtében a biológiai folyamatokban résztvevő elemek mennyiségi és minőségi megoszlása kisebb vagy nagyobb mértékben módosult az evolúció során. A biogén elemek körforgalmában közös jellegzetesség, hogy talajbeli útjukat a mikrobiálisan bontható széntartalmú anyagok mennyisége és bontási sebessége szabja meg. Ettől függően időleges immobilizációjukat követi az a szakasz, amikor ásványi formában a növény számára felvehetővé válnak. A talaj-növény-talaj körforgalom viszonylag gyors, és fenntartásában a biológiai tényezőknek van döntő szerepe. Ennek a kis körforgalomnak, vagy gyors forgalomnak mindegyik elem esetében vannak raktárai, ahová a növényi táplálkozás során időlegesen nem hasznosuló, főleg ásványi formában levő tápanyagmennyiségek fizikai vagy biológiai úton bejuthatnak. A nitrogén esetében biológiai szabályozó mechanizmusok irányítják a raktár és kis körforgalom közötti mozgást, más elemek kevésbé mozgékony vegyületeinek esetében ezek hiányoznak. Attól függően, hogy a raktár a levegőben vagy az üledékben van, gáztípusú és üledéktípusú körforgalmak különböztethetők meg. Gáztípusú a C-, N-, O-, H- és üledéktípusú pl. a P-, S-, K- körforgalom.

### 3. A lebontólánc szerveződésének kérdései

A szerves vegyületek mineralizációs sebességét végső fokon azoknak a mikrobiális társulásoknak anyagsere-tevékenysége szabja meg, amelyek az elhalt szerves maradványokat fogyasztják. A szaprofita mikrogombák és baktériumok különböző fajokhoz tartozó formái könnyen izolálhatók a talajokból. A laboratóriumi vizsgálatok tanúsága szerint e szervezetek közül nagyon gyakran egy fajhoz tartozó egyedeknek is széles élettani teljesítőképessége van; a legkülönbözőbb szerves vegyületeket képesek táplálékként hasznosítani és hőmérsékleti és egyéb igényeik kielégítése is széles határok között megvalósul. A talajnak 1 cm<sup>3</sup>-es darabja is időben állandóan változó és térben elkülönülő mikrokörnyezetek sokaságát foglalja magában eltérő összetétellel, nedvességgel, tápanyagtartalommal stb. A makroorganizmusoknál éves-évszázados időegységben megfigyelhető jelenségek a talajok mikrogombáiban élő, nagy fajlagos felülettel rendelkező organizmusok esetében órák-napok alatt játszódhatnak le. A mikrobafajok és populációik szerveződési sajátosságainak megfigyelése a talajban sokkal több módszertani akadályba ütközik, mint a makroorganizmusok esetében.

Az 1960-as évek végén a talajbaktériumok és talajgombák ökológiájának módszertani és elméleti kérdéseit megvitató szimpóziumok a talajbiológiai és ezzel együtt a talajtani kutatások modern szemléletét alapozták meg [10, 11]. Szanó és munkatársainak [29] egy rendszina talaj három, egymástól jól elhatárolható mikrokörnyezetekben szerveződött mikrobiális életközösségének sokoldalú vizsgálati eredményei alapján SZABÓ [28] összefoglalja mai ismereteinket, amelyek egy ökológiai rendszerben a tápanyagok körforgalmát a mikrobiális társulások szerveződése révén meghatározzák.

A munkákból egyértelműen megállapítható, hogy hasonlóan a makroorganizmusokhoz, a lebontólánc tevékenységét is az egyes fajok inter- és intraspecifikus versengő sajátosságai biztosítják. A talajba kerülő szerves anyagok csak olyan fajok populációival népesülnek be, melyek az adott időben és helyen a fizikai környezethez legjobban alkalmazkodnak és más hasonló élettani igényű fajokkal szembeni versengő képességgel rendelkeznek. Ez a jelenség biztosítja pl. a humán patogén mikroszervezetek biztos talajbeli eliminálódását, és ugyancsak ez a jelenség az oka annak, hogy a nitrogénkötés növelése érdekében Azotobakterrel végzett talajtoltások hatástalanoknak bizonyultak.

A talajban lejátszódó folyamatok helyes megértéséhez szükségszerűen különbséget kell tenni az élő biomassza, a mikrobiálisan könnyen bontható és a mikrobiálisan nehezebben bontható, humuszszerű szerves anyagok között. Az elemek ciklizálása a talaj élő biomasszájának tevékenysége révén valósul meg. Az elhalt szerves maradványok, a humusz, a klimatikus tényezők befolyásolói, de nem okozói a folyamatnak.

A szerves anyagok energiatartalmának mikrobiális hasznosításával párhuzamosan az elemek szerves formába alakulnak át. A biológiai szabályozott oxidáció lehetővé teszi, hogy a fontos növényi tápelemek fokozatosan szabaduljanak fel, és így a kedvezőtlen hatások kevesebb tápanyagot vonnak ki a körforgalomból.

### N- és P-körforgalom

Nitrogén esetében azonban nemcsak a lassú mineralizáció, hanem más biológiai szabályozó mechanizmusok is a tápanyagszint fenntartásának biztosításához járulnak hozzá a talajban. A nitrogénkötő képességgel rendelkező mikroorganizmusok környezetük N-hiánya esetén juttatnak a kis körforgalomba nitrogént. A mineralizáció eredményeként felszabaduló, de a növényi táplálkozásban adott időben nem hasznosuló ammónia formájú nitrogént a nitrifikálók nitráttá oxidálják. A nitrát nem halmozódik fel a talajban, mert a mikrobiális életközösségek tagjainak egy része, O<sub>2</sub> hiányában, a nitrátot hasznosítja terminális oxidációja során, melynek végterméke a légkörbe visszajutó N<sub>2</sub>. Ezeket a folyamatokat is a mikrobiálisan hasznosítható szénvegyületek mennyisége és minősége szabályozza.

Más tápelemek esetében a tápanyagszint homeosztázisának fenntartásában a biológiai mechanizmusok már kevésbé érvényesülnek, de jelentőségük minden termőhelyen felismerhető. A talajbeli kis körforgalomból kikerülő foszfor utánpótlását a kőzetek niállása során felszabaduló foszformennyiség szolgáltatja, természetesen körülmények között. HUTCHINSON és BOWEN [16] számításai szerint a folyók évi 14 millió tonna P-t szállítanak az óceánokba. Ennek ellenére a hatalmas vízfelületeknek a sivatagokéval azonos szintű biomasszaprodukciója a foszfor hiánya miatt kicsi és az áramlatok keverő hatására a fenékről a fotikus zónába jutó P teszi lehetővé bizonyos sávok nagy produkcióját. A teresztis ökoszisztémák esetében nagyon gyakran a P-hiány limitálja az elsődleges produkció nagyságát. A művelt területek műtrágyázása során nemcsak a természetes foszfor-limitációt kell megszüntetni, hanem

azt a mennyiséget is pótolni kell, ami az emberi hasznosítás céljából elkerül a földekről és mint elhalt szerves maradvány a vízrendszerekbe jut. A foszfornek a vízgyűjtők felé tartó egyirányú áramlását az emberi tevékenység bizonyos mértékig javítja a tengerből származó állati takarmányok felhasználásával. Ez azonban az előbb idézett szerző számításai szerint 70 ezer tonna a 14 millió tonnával szemben. Bizonyos, hogy a jelenleg ismert foszfát-lelőhelyek kiapadása után az óceánokban leülepedett P-mennyiségek kitermelése fogja biztosítani a mezőgazdasági művelés igényeit.

Az emberi társadalom jelenkori tevékenysége jelentősen befolyásolhatja az ökológiai rendszerek evolúció során kialakult struktúráját és ezzel együtt anyag- és energiaforgalmát. A természetbe gyakorolt hatások közül — az ember szempontjából — azok a legveszélyesebbek, melyek irreverzibilis változásokat hoznak létre, tehát fajok kihalásához vezetnek. A természetes anyagforgalmat befolyásoló emberi tevékenység hatására a biológiai struktúrában bekövetkezett változások bizonyos határok között reverzibilisek, és zárt-rendszerű technológiák alkalmazásával a szennyeződés megszüntethető és a természetes viszonyok helyreállnak.

A környezetvédelem, vagyis azoknak az akcióknak a szervezése, melyekkel az irreverzibilis változások bekövetkezése elhárítható, a politikai és közgazdasági tevékenység hatáskörébe tartozik. Az ökológia feladata azoknak a szabályozó folyamatoknak megismerése, melyek a rendszer minden egyes elemének működésére kihatnak. Ilyen ismeretek birtokában az ökológiai rendszereket és ezek összességét, a bioszférát befolyásoló tényezők hatása előre megmondhatóvá válik.

### Irodalom

- [1] ALEXANDER, M.: Microbial Ecology. Wiley. New York. 1971.
- [2] BAZILEVICH, N. I.: Energy flow and biogeochemical regularities of the main world ecosystems. Proc. First Intern. Congr. Ecology, The Hague. 182—186. 1974.
- [3] BODENHEIMER, F. S.: Problems of Animal Ecology. Oxford Univ. Press. London. 1938.
- [4] BOYCE, J. B.: The influence of fecundity and egg mortality on the population growth of *Tribolium confusum* Duval. Ecology. 27. 290—302. 1946.
- [5] CHAPMAN, R. N.: Animal Ecology with Special Reference to Insects. McGraw-Hill. New York. 1931.
- [6] CLEMENTS, F. E.: Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington. Publ. 242. 1916.
- [7] COLINVAUX, P. A.: Introduction to Ecology. Wiley. New York. 1973.
- [8] CONNELL, J. H. & ORIAS, E.: The ecological regulation of species diversity. Amer. Naturalist. 98. 387—414. 1964.
- [9] DOKUCSAJEV, V. V.: Russzkij csernozom. Izd. 2. Szel'hozgiz. Moskva. 1952.
- [10] THE ECOLOGY of Soil Bacteria. Internat. Symp. Ed.: Gray, T. R. G. & Parkinson, D. Univ. Press. Liverpool. 1968.
- [11] THE ECOLOGY of Soil Fungi. Internat. Symp. Ed.: Parkinson, D. & Waid, J. S. Univ. Press. Liverpool. 1960.
- [12] ELTON, C. S.: Animal Ecology. McMillan. New York. 1927.
- [13] ELTON, C. S.: The ecology of invasion by plants and animals. Methuen Landscape. London. 1958.
- [14] GAUSE, G. F.: The Struggle for Existence. Williams & Wilkins. Baltimore. 1934.
- [15] HUTCHINSON, G. E.: Circular causal systems in ecology. Ann. New York Acad. Sci. 221—246. 1949.
- [16] HUTCHINSON, G. E. & BOWEN, V. T.: Limnological studies in Connecticut. IX. A quantitative radiochemical study of the phosphorus cycle in Linsley pond. Ecology. 31. 194—203. 1950.
- [17] KLOPPER, P. H. & MACARTHUR, R. H.: On the causes of tropical species diversity: Niche overlap. Amer. Naturalist. 95. 223—226. 1961.
- [18] KOVDA, V. A.: Biosphere, soils and their utilization. Report. 10th Intern. Congr. Soil Sci. Moscow. 1974.
- [19] LINDEMANN, R. L.: The trophic-dynamic aspects of ecology. Ecology. 23. 399—418. 1942.
- [20] MARGALEF, D. R.: On certain unifying principles in ecology. Amer. Naturalist. 97. 374. 1963.
- [21] ODM, E. P.: Ecology. Holt, Rinehart & Winston. Athens, (U.S.A.) 1963.
- [22] ODM, H. T.: Environment, Power and Society. Wiley. New York. 1971.
- [23] ORIANS, G. H.: Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. Proc. First Intern. Congr. Ecology. The Hague. 64—65. 1974.
- [24] PEARL, R. & PARKER, S. L.: Experimental studies on the duration of life. IV. Data on the influence of density of population on duration of life in *Drosophila*. Amer. Naturalist. 56. 312—322. 1922.
- [25] RICH, E. R.: Egg cannibalism and fecundity in *Tribolium*. Ecology. 37. 109—120. 1956.
- [26] SCLATER, P. L.: On the general geographical distribution of the members of the class aves. J. Proc. Linnaean Soc. London (Zoology) 2. 130—145. 1858.
- [27] SLOBODKIN, L. B. & SANDERS, H. L.: On the contribution of environmental predictability to species diversity. Diversity and Stability in Ecological Systems. Brookhaven. Symp. Biol. No. 22. 82—95. 1969.
- [28] SZABÓ, I. M.: Microbial Communities in a Forest-Rendzina Ecosystem. The Pattern of Microbial Communities. Akadémiai kiadó. Budapest. 1974.
- [29] SZABÓ, I., MARTON, M., MEVAHD, K. & BUTI, I.: Comparative studies on bacterial populations of soil, plant and animal habitats of a forest-rendzina. Proc. IV. Coll. Pedobiol. Dijon. 313—317. 1970.
- [30] TANSLEY, A. G.: The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology. 16. 284—307. 1935.
- [31] TARJÁN, R.: Kibernetika. Gondolat. Budapest. 1964.
- [32] WHITTAKER, R. H.: Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. 42. 207—264. 1967.
- [33] WHITTAKER, R. H.: „Stability” in plant communities. Proc. First Intern. Congr. Ecology. The Hague. 68. 1974.
- [34] WHITTAKER, R. H. & FEENEY, P. P.: Allelochemicals: Chemical interactions between species. Science. 171. 757—770. 1971.

TIMÁR M. ÉVA

MTA Talajtani és Agrokémiai  
Kutató Intézete, Budapest

Érkezett: 1975. április 21.